

5 个常见绿化树种对极端高温的光合响应特征

张宇鹏^{1,2}, 周国模^{1,2}, 周宇峰^{1,2}, 施拥军^{1,2}, 李 翀^{1,2}, 李 梦^{1,2}, 吕玉龙³, 何 莹³

(1. 浙江农林大学 浙江省森林生态系统碳循环与固碳减排重点实验室, 浙江 临安 311300; 2. 浙江农林大学 亚热带森林培育国家重点实验室培育基地, 浙江 临安 311300; 3. 浙江省安吉县林业局, 浙江 安吉 311300)

摘要: 光合作用对环境因子的响应高度敏感, 同时也相应地受到环境因子不同程度的影响。利用 LCPRO+便携式光合测定仪, 在 2013 年 8 月高温夏季和 2014 年 8 月正常夏季气温下测定浙北地区 5 个常见绿化树种(银杏 *Ginkgo biloba*, 樟树 *Cinnamomum camphora*, 乐昌含笑 *Michelia chapensis*, 广玉兰 *Magnolia grandiflora*, 玉兰 *Magnolia denudata*) 气体交换特征, 研究极端高温天气对其光合作用日变化特征的影响。结果表明: 不同树种对极端高温天气的光合响应特征存在差异, 但变化趋势相同, 正常夏季在 12:00 左右出现光合“午休”, 极端高温天气在 8:00 左右出现光合“午休”之后净光合速率(P_n)保持较低水平并无午休恢复现象。2013 年高温造成蒸腾速率(T_r)升高, 气孔导度(G_s)迅速下降, 5 树种较低的 P_n 值以及较高的胞间二氧化碳摩尔分数(C_i)等说明高温降低了树种叶片光合作用酶促反应活性。分析 2013 年和 2014 年不同树种光合生理参数发现, 不同树种间光合生理差异受到树种叶片 C_i 的影响显著($P < 0.05$), 环境因子对不同树种光合作用参数 P_n ($P < 0.01$), T_r ($P < 0.05$), G_s ($P < 0.02$) 造成的影响显著。水分利用效率(E_{wUE})变化幅度最小的是樟树(20.32%), 达到 35 °C 最适气温时樟树 P_n 值明显高于其他树种, 结合 P_n 值光响应曲线认为樟树较其他试验树种更能够适应极端高温天气。图 4 表 5 参 25

关键词: 植物生理学; 绿化树种; 光合速率; 极端高温; 光合“午休”

中图分类号: S718.43 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2017)02-0301-09

Photosynthetic characteristics of five common tree species in response to extreme heat

ZHANG Yupeng^{1,2}, ZHOU Guomo^{1,2}, ZHOU Yufeng^{1,2}, SHI Yongjun^{1,2}, LI Chong^{1,2}, LI Meng^{1,2}, LÜ Yulong³, HE Ying³

(1. Zhejiang Provincial Key Laboratory of Carbon Cycling in Forest Ecosystems and Carbon Sequestration, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China; 2. The Nurturing Station for the State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China; 3. Forest Enterprise of Anji County, Anji 311300, Zhejiang, China)

Abstract: Plant photosynthesis is most sensitive to environmental factors and physiological processes, and it is subject to varying degrees of external environmental impacts. In August 2013 with high summer temperatures and in August 2014 with normal summer temperatures, daily dynamics of photosynthetic characteristics in five common tree species (*Ginkgo biloba*, *Cinnamomum camphora*, *Michelia chapensis*, *Magnolia grandiflora*, *Magnolia denudata*) were monitored using a Portable LCPRO+ Photosynthesis System (LCPRO+, ADC Bioscientific). Results showed that with extremely hot temperatures photosynthetic response characteristics of different

收稿日期: 2016-04-06; 修回日期: 2016-05-24

基金项目: 国家自然科学基金重大项目(61190114/F0102); 国家自然科学基金资助项目(31070564, 61303236); 国家林业局引进国际先进农业科学技术计划(“948”计划)项目(2013-4-71); 浙江省科技计划项目重大科技专项(2012C13011-1)

作者简介: 张宇鹏, 从事森林固碳与增汇研究。E-mail: 867899729@qq.com。通信作者: 周宇峰, 高级实验师, 从事森林可持续经营、森林碳汇等研究。E-mail: zyffafa@163.com

species differed, but overall they had the same pattern. In a normal summer the “midday depression” appeared around 12:00 noon, but for extremely high temperatures it occurred around 08:00 with the net photosynthetic rate (P_n) remaining low after noon and having no recovery phenomenon. In 2013 elevated temperatures caused the transpiration rate (T_r) and stomatal conductance (G_s) to decrease rapidly with all five species having lower P_n and higher intercellular CO_2 concentration (C_i). For photosynthetic parameters, analysis of species in different years showed that physiological differences between different species were significantly influenced by C_i ($P < 0.05$); whereas, the impact of environmental factors on photosynthetic parameters showed significance with P_n ($P < 0.01$), T_r ($P < 0.05$), and G_s ($P < 0.02$) in different species. For ecosystem water use efficiency (E_{WUE}) the smallest change was with camphor trees (20.3%). When the temperature reached the optimum temperature of 35 °C, camphor P_n was significantly higher than the other species. Thus, the camphor tree was more able to adapt to extremely hot weather than other test species. [Ch, 4 fig. 5 tab. 25 ref.]

Key words: plant physiology; common tree species; photosynthetic characteristics; extremely high temperature; photosynthetic midday

近年来, 由于全球气温升高, 浙江省极端高温干旱天气频发, 特别是当高温和少雨相伴发生时, 高温胁迫发生的频率和范围便会增大^[1]。光合作用作为植物对外界环境因子最为敏感的生理过程^[2]也相应受到不同程度的影响。植物生长季的平均气温升高 1 °C, 作物产量可减少高达 17%^[3]。当植物遭受中度高温胁迫 (30~42 °C) 时, 光合作用受抑是可逆的, 只有当植物遭受严重高温胁迫 ($T_a > 45$ °C) 后, 光合机构会受到永久性伤害, 使光合作用的抑制不可逆转^[4]。植物光合作用本身是一个复杂的生理过程, 光合能力的强弱在一定程度上取决于物种的遗传特性^[5]。对不同树种光合作用生理生态因子已有较多研究^[6-13], 对不同树种逆境中表现出的光合特性的研究有助于我们比较不同树种应对极端气候的差异, 对亚热带高温区域绿化树种选育起到参考作用。

1 研究区概况与试验方法

1.1 研究区概况和试验材料

本研究试验区选在浙江省临安市, 位于浙江省西北部, 东临杭州市余杭区。地理坐标为 29°56'~30°23'N, 118°51'~119°52'E, 属中亚热带季风气候区, 温暖湿润光照充足, 雨水充沛。本试验区全年降水量为 1 628.6 mm, 全年平均气温 16.4 °C, 全年日照时数 1 847.3 h 左右。选取浙江省 5 个常见绿化造林树种 (表 1), 实验区设置在浙江农林大学校园内, 试验测定树种的环境、立地和管理条件一致, 所测树木均为移栽实生苗, 属同期栽植。树龄均为 10~15 a, 无明显病虫害影响, 生长状况良好。

表 1 浙北地区 5 个常见绿化树种

Table 1 Five common tree species in northern Zhejiang

序号	科	属	树种
1	银杏科 Ginkgoaceae	银杏属 <i>Ginkgo</i>	银杏 <i>Ginkgo biloba</i>
2	樟科 Lauraceae	樟属 <i>Cinnamomum</i>	樟树 <i>Cinnamomum camphora</i>
3	木兰科 Magnoliaceae	含笑属 <i>Michelia</i>	乐昌含笑 <i>Michelia chapensis</i>
4	木兰科 Magnoliaceae	木兰属 <i>Magnolia</i>	广玉兰 <i>Magnolia grandiflora</i>
5	木兰科 Magnoliaceae	木兰属 <i>Magnolia</i>	玉兰 <i>Magnolia denudata</i>

1.2 试验方法

利用英国 ADC Bioscientific 公司生产的 LCPRO+ 便携式光合作用仪在 2013 年极端高温 8 月和 2014 年正常气温 8 月连续观测环境因子和 5 树种光合作用生理参数, 光合特征参数为银杏、樟树、乐昌含笑、广玉兰、玉兰等的净光合速率 (P_n), 蒸腾速率 (T_r), 气孔导度 (G_s), 胞间二氧化碳摩尔分数 (C_i) 等, 环境参数为光合有效辐射 (R_{PAR}), 叶片温度 (T_l), 空气湿度 (H_{RH}), 大气二氧化碳摩尔分数 (C_a), 大气温度 (T_a) 等。选择 3 株·树种⁻¹ 长势相近的样木, 各取枝条 3 段·样木⁻¹ 分别测定不同枝条上的 3 片不同叶片, 测定叶片取朝向一致, 无病虫害, 从植株顶部展开叶往下数第 5~7 叶近叶尖位置, 每片叶子在 P_n

变化幅度小于 0.5 时连续记录 5 个值。试验选择无风晴朗天气进行, 从 6: 00–18: 00 隔 2 h 测定 1 次。试验于 2014 年 8 月利用相同测量方法, 对同株试验样木进行重复测量。

利用 LCPRO+便携式光合作用仪测定 5 树种的光响应曲线。测量设定温度 30.0 °C, 二氧化碳摩尔分数为 500.00 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 空气相对湿度为 50%~70%, 叶室光照强度设置梯度为 1 600.00, 1 400.00, 1 200.00, 1 000.00, 800.00, 600.00, 400.00, 300.00, 250.00, 200.00, 150.00, 100.00, 50.00 和 20.00 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 测量叶面积 6 cm^2 , 测量结果取 3 株样木的平均值, 利用 LCPRO+便携式光合作用测定仪测定。净光合速率温度响应曲线测定设定光强 600.00 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 二氧化碳摩尔分数为 500.00 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 空气相对湿度为 50%~70%, 测量叶面积 6 cm^2 , 测量结果取 3 株样木的平均值, 利用 LCPRO+便携式光合作用测定仪测定。对低光量子通量密度 (D_{PFD}) (0.00~200.00 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 下 P_n 进行线性回归分析, 求得光补偿点 (P_{LCP})。

1.3 数据分析

所测得的光响应数据运用 Excel 2013 和 SPSS 21 等软件进行处理与分析。

2 结果与分析

2.1 环境因子日变化规律

植物的生理指标如光合速率、蒸腾速率等的变化均是对外界环境因子变化而产生的自适应性调整, 在极端气候条件下, 如大气温度、湿度、二氧化碳摩尔分数及光合有效辐射等环境因子发生较大改变时植物会产生抗逆性反应, 从而导致其光合和蒸腾作用表现出更为复杂的变化规律。

分别记录 2014 年 8 月和 2013 年 8 月环境因子日变化数据(图 1), R_{PAR} 和 T_a 均呈单峰曲线。2014 年和 2013 年, R_{PAR} 均在 12: 00 有最高值(1 728.16, 1 812.46 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); T_a 的变化主要受到 R_{PAR} 影响($R_{2014}=0.77$, $R_{2013}=0.63$), 最高值分别出现在 14: 00 和 10: 00, 极端高温天气大气温度较一般夏季提前 4 h 达到当日最高值, 日平均温度比一般夏季高 7.9%。 H_{RH} 在 8 月 6: 00 第 1 次测量之后呈下降趋势, 大气 C_a 的变化与 R_{PAR} 变化呈负相关($R_{2014}=-0.74$, $R_{2013}=-0.71$), 在 12: 00–14: 00 达到当日最小值。

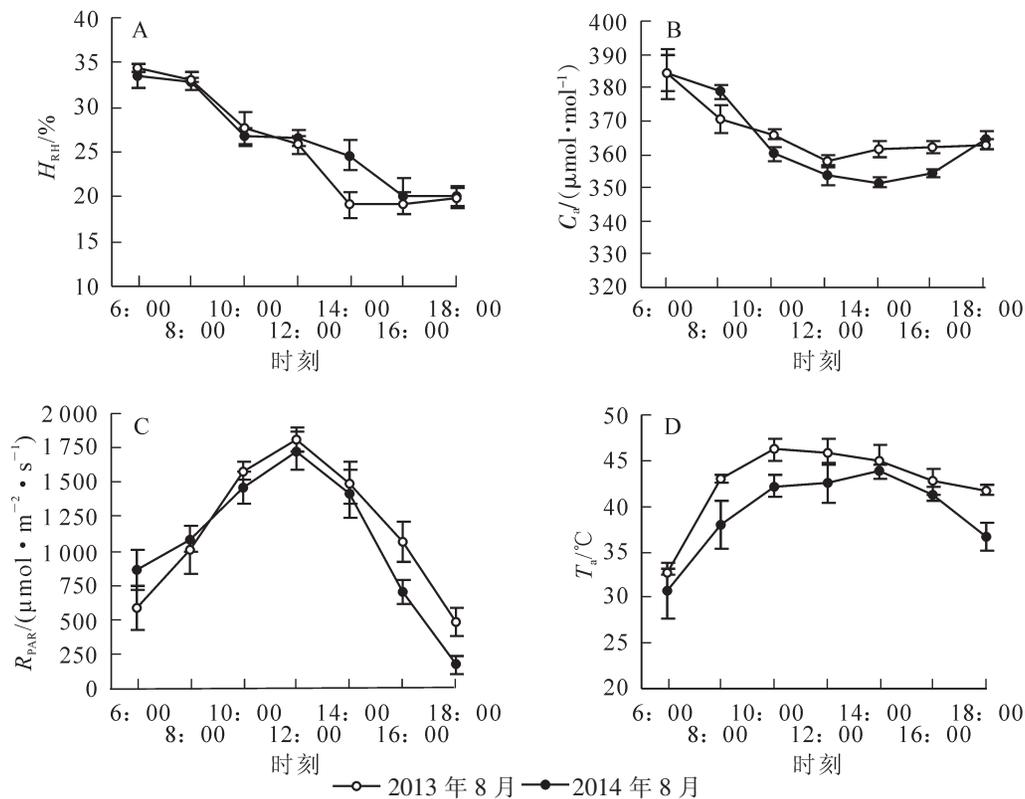


图 1 2014 年 8 月、2013 年 8 月环境因子日变化

Figure 1 Diurnal courses of environmental factors in August 2014 and August 2013

2.2 不同树种光响应曲线和温度响应曲线

当气温、大气二氧化碳摩尔分数、大气相对湿度等环境因子相同, 5 树种叶片净光合速率对光合有效辐射的响应如图 2 所示。随着 R_{PAR} 的增加 P_n 在弱光强 ($R_{PAR} < 200.00 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 范围内, 光合速率随着光强的上升迅速上升。各树种光补偿点 (P_{LCP}) 集中于 $9.63\sim 18.95 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间, 樟树 (9.63) 耐阴性比其他树种高, 木兰科植物耐阴性较为接近; 乐昌含笑和银杏光饱和点 (P_{LSP}) 集中于 $1\ 200.00 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右, 樟树、广玉兰、玉兰光饱和点集中于 $1\ 500.00 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右, 达到最适光强后玉兰 P_n ($8.14 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 高于其他树种。5 树种叶片净光合速率对温度的响应呈指数变化如图 3 所示。叶片 P_n 在 $25\sim 35\text{ }^\circ\text{C}$ 变化范围内随温度的增加而增加, 当温度达到最适温度 $35\text{ }^\circ\text{C}$ 时 P_n 有最大值, 此时樟树 ($9.09 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 光合速率高于其他树种。

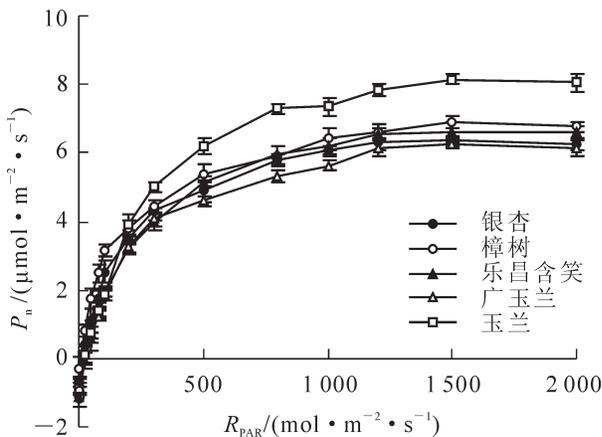


图 2 5 个树种叶片光合速率对光强的响应曲线

Figure 2 Response of photosynthetic rate to light intensity of five species

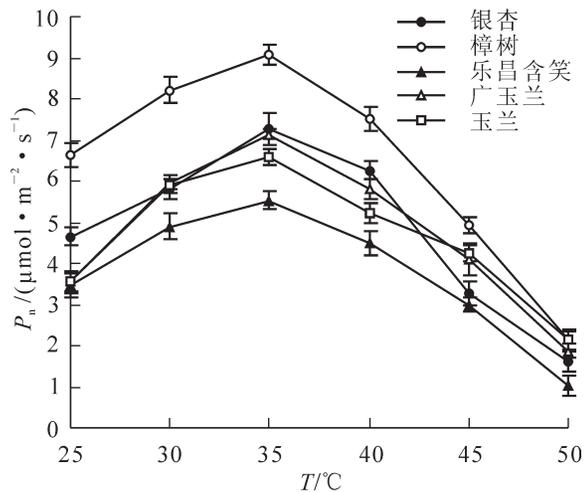


图 3 5 个树种叶片光合速率对温度的响应曲线

Figure 3 Response of photosynthetic rate to temperatures of five species

2.3 极端高温与正常年份树种光合作用生理参数比较

日 P_n 能够反映植物光合能力的大小^[14]。根据图 4: 树种 P_n 均于 8:00 出现第 1 个峰值, 但 2014 年 5 个树种在 12:00 (樟树在 10:00) 出现明显光合午休现象 (图 4A1), 之后 P_n 开始回升, 在 14:00-16:00 达到第 2 个峰值, 不同树种 P_n 日变化趋势较相似, 日均值差异不明显, P_n 日均值樟树 ($5.02 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) > 银杏 ($4.96 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) > 玉兰 ($4.06 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) > 乐昌含笑 ($3.76 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) > 广玉兰 ($3.56 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。2013 年, 在 14:00 气温下降之后 P_n 无明显回升 (图 4A2), 试验树种未出现明显光合午休现象。 P_n 日均值表现为广玉兰 ($1.08 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) > 银杏 ($0.78 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) > 樟树 ($0.55 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) > 玉兰 ($0.63 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) > 乐昌含笑 ($0.31 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。持续的高温条件造成试验树种光合速率日变化平均值减少了 70%~92%, 高温灾害性天气已经对植物正常生理活动造成了显著影响 ($P < 0.05$)。

同一树种 T_r 变化与 G_s 变化较接近, 在不同年份夏季试验树种 T_r 和 G_s 多呈双峰变化 (除 2014 年广玉兰和玉兰)。2014 年, 不同树种的 T_r 和 G_s 变化存在较大差异 (图 4B1, 4C1), 第 1 个峰值在 8:00-10:00, 第 2 个峰值在 14:00-16:00, 在 12:00 左右出现当日最低值。随着植物光合午休现象结束 P_n 上升, T_r 和 G_s 在 14:00 左右出现第 2 个峰值。2013 年, 不同树种的 T_r 和 G_s 变化呈相似性 (图 4B2, 4C2), 在 8:00 出现第 1 个峰值 (除广玉兰 T_r), 在 14:00-16:00 左右出现第 2 个峰值, 10:00-14:00 之间 T_r 和 G_s 均呈较低水平。在极端高温天气试验树种 T_r 和 G_s 均呈较低水平, 持续高温影响下 T_r 和 G_s 的树种间差异被削弱。

正常气温下植物叶片 C_i 变化与 P_n 变化相反 (图 4D1), 当光合作用升高时叶肉细胞固定的二氧化碳增多 C_i 下降。2014 年, C_i 第 1 个波谷出现在 8:00-10:00 (图 4D2), 第 2 个波谷出现在 16:00, 随着光合午休现象的出现, C_i 在 12:00-14:00 出现波峰。2013 年, C_i 变化呈不规则波动趋势 (乐昌含笑数据采集期可能仪器和测量叶室温度过高导致测量误差), 且 C_i 水平明显高于正常气温, 这与 P_n 值在高温条件下平均值低于正常年份有关。

水分利用率(E_{WUE})为光合作用与蒸腾作用的比值, 一般情况下作为评价植物适应干旱胁迫能力的一个重要生理指标^[15]。2014 年, 试验树种 E_{WUE} 在 8:00 和 12:00 左右出现 2 个峰值(图 4E1), E_{WUE} 日平均值为樟树($2.57 \text{ mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$)>银杏($2.56 \text{ mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$)>广玉兰($2.41 \text{ mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$)>玉兰($2.17 \text{ mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$)>乐昌含笑($2.15 \text{ mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$)。2013 年, 试验树种在 8:00 和 16:00 出现 2 个峰值(图 4E2), E_{WUE} 日平均值为银杏($1.17 \text{ mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$)>玉兰($1.16 \text{ mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$)>广玉兰($1.30 \text{ mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$)>樟树($1.06 \text{ mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$)>乐昌含笑($0.49 \text{ mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$)。正常年份和极端高温下试验树种表现出不同的耐旱性。

2.4 极端高温与正常年份叶片生理因子差异分析

植物的光合作用是一个复杂的生理过程, 叶片光合速率与光照强度、气温、二氧化碳摩尔分数、水分等因子有关^[16]。植物在高温条件下的光合速率明显不同于其他生长季, 随着光照强度的增高大气温度和湿度产生明显变化, 植物自身的生理因子也会产生相应的变化。根据表 2: 在极端高温天气时 R_{PAR} , T_a , T_l 与 P_n 呈负相关。 P_n 与 C_i 呈负相关关系, 樟树、玉兰的 P_n 与 C_i 呈极显著相关关系($R_1=-0.91^{**}$, $R_2=-0.90^{**}$); 玉兰的 P_n 与 T_r 呈极显著相关关系($R=1.00^{**}$); P_n 与 G_s 呈正相关关系, 广玉兰 P_n 与 G_s 呈极显著相关关系($R=0.90^{**}$), 银杏、樟树、玉兰 P_n 与 G_s 呈显著相关关系($R_1=0.76^*$, $R_2=0.82^*$, $R_3=0.81^*$)从相关性系数的大小及出现的概率来区分, 对 P_n 影响最大的是 G_s , 其次是 C_i , 其他因素影响并不明显。根据表 3: 正常年份银杏、樟树 P_n 与 T_r 呈显著相关关系($R_1=0.83^*$, $R_2=0.86^*$), 玉兰 P_n 与 T_r 呈极显著相关关系($R=0.88^{**}$); 乐昌含笑、广玉兰 P_n 与 G_s 呈显著相关关系($R_1=0.76^*$, $R_2=0.87^*$), 玉兰 P_n 与 G_s 呈极显著相关关系($R=0.97^{**}$); 从相关性系数的大小及出现的概率来区分, 对 P_n 影响最大的是 G_s , 其次是 T_r , 其他因素影响并不明显。

表 2 2013 年 5 个树种叶片光合速率、蒸腾速率与生理生态因子的相关系数

Table 2 Correlative coefficient between photosynthetic rate in leaves of 5 species phy-ecological factors and transpiration rate in 2013

因子	树种	R_{PAR}	T_a	T_l	C_i	T_r	G_s
P_n	银杏	-0.118	-0.384	-0.442	-0.484	0.512	0.755*
	樟树	0.140	-0.578	-0.527	-0.910**	-0.162	0.817*
	乐昌含笑	-0.180	-0.571	-0.544	-0.666	-0.731	0.071
	广玉兰	-0.137	-0.372	-0.360	-0.020	0.569	0.901**
	玉兰	-0.221	-0.139	-0.162	-0.904**	0.995**	0.812*
T_r	银杏	0.203	-0.390	-0.269	-0.362	1	0.933**
	樟树	-0.507	0.343	0.245	0.210	1	0.012
	乐昌含笑	-0.284	0.053	-0.005	0.267	1	0.323
	广玉兰	0.477	0.274	0.299	-0.145	1	0.691
	玉兰	-0.189	-0.084	-0.105	-0.881**	1	0.804*

说明: * 表示相关性达显著水平($P<0.05$); ** 表示相关性达极显著水平($P<0.01$)。

表 3 2014 年 5 个树种叶片光合速率、蒸腾速率与生理生态因子的相关系数

Table 1 Correlative coefficient between photosynthetic rate in leaves of 5 species phy-ecological factors and transpiration rate in 2014

因子	树种	R_{PAR}	T_a	T_l	C_i	T_r	G_s
P_n	银杏	0.290	0.414	0.431	-0.120	0.827*	0.318
	樟树	0.103	-0.279	-0.225	0.516	0.855*	0.544
	乐昌含笑	0.461	0.121	0.195	0.175	0.640	0.760*
	广玉兰	0.223	-0.463	-0.431	0.098	0.456	0.870*
	玉兰	0.575	0.549	0.558	0.423	0.883**	0.973**
T_r	银杏	0.711	0.323	0.447	0.117	1	0.427
	樟树	0.317	0.084	0.009	0.408	1	0.613
	乐昌含笑	0.884**	0.476	0.599	0.174	1	0.904**
	广玉兰	0.625	0.221	0.266	-0.528	1	0.642
	玉兰	0.758*	0.817*	0.826*	0.288	1	0.864*

说明: * 表示相关性达显著水平($P<0.05$); ** 表示相关性达极显著水平($P<0.01$)。

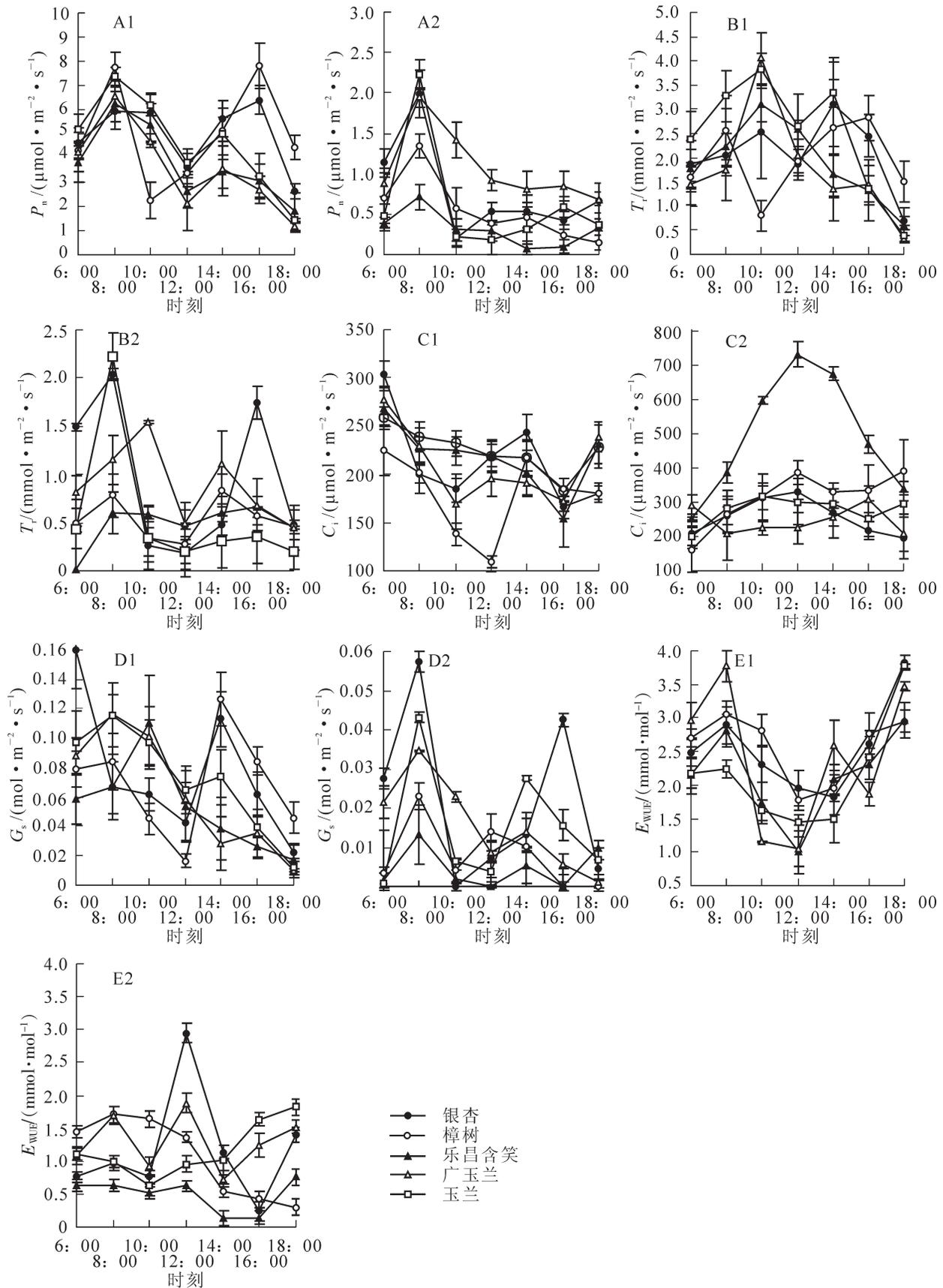


图4 高温条件下5个树种叶片净光合速率(P_n)蒸腾速率(T_r)胞间二氧化碳摩尔分数(C_i)气孔导度(G_s)和水分利用率(E_{wue})日变化

Figure 4 Diurnal changes in net photosynthesis (P_n), transpirational rate (T_r), intercellular CO_2 concentration (C_i), stomatal conductance (G_s), and water use efficiency (E_{wue}) in leaves of five species under high temperature conditions

2.5 2013 年 2014 年环境因子与树种生理参数相关性分析

通过相关性分析发现: 2013 年 2014 年, 环境因子与树种光合生理参数相关性较高, 同一树种各生理参数相关性明显。对树种间各光合生理参数进行单因素方差分析发现(表 4), 不同年份夏季不同树种间 P_n , T_r , C_i 差异不显著, 高温条件下不同树种 C_i 差异显著($P < 0.05$), 结合其他学者的研究这部分差异被认为主要来自于不同树种叶片结构特征差异^[17]。2013 年 2014 年, 环境因子对树种的光合生理参数单因素方差分析如表 5。环境因子对不同树种光合作用参数 P_n , T_r , G_s 造成的影响显著($P < 0.05$), 对银杏和广玉兰 C_i 变化造成的影响不明显($P > 0.05$)。

表 4 不同树种光合生理参数单因素方差分析

Table 4 Different species of photosynthetic physiological parameters ANOVA

树种	自由度 $n-1$	P_n		T_r		G_s		C_i	
		f	P	f	P	f	P	f	P
2014 年 5 个树种	4	1.020 0	0.413 0	0.526 0	0.717 0	0.367 0	0.830 0	1.490 0	0.230 0
2013 年 5 个树种	4	1.645 0	0.189 0	1.388 0	0.262 0	2.248 0	0.087 0	7.958 0	<0.000 1

表 5 2013 年 2014 年环境因子对树种光合生理参数的单因素方差分析

Table 5 2013–2014 environmental factors on ANOVA analysis of species photosynthetic parameters

树种	P_n		T_r		G_s		C_i	
	f	P	f	P	f	P	f	P
银杏	53.137 0	<0.000 1	7.768 0	0.016 0	6.684 0	0.024 0	2.465 0	0.142 0
樟树	23.452 0	<0.000 1	28.501 0	<0.000 1	19.016 0	0.001 0	15.321 0	0.002 0
乐昌含笑	33.750 0	<0.000 1	20.537 0	0.001 0	16.552 0	0.002 0	15.702 0	0.002 0
广玉兰	11.101 0	0.006 0	4.848 0	0.048 0	8.824 0	0.012 0	2.865 0	0.116 0
玉兰	24.742 0	<0.000 1	18.180 0	0.001 0	17.338 0	0.001 0	8.764 0	0.012 0

3 结论与讨论

光合作用是植物对高温最敏感的部分之一, 5 个树种叶片在极端高温下净光合速率变化与正常年份有相似性, 均在 8: 00 达到第 1 个峰值, 但极端高温下植物叶片净光合速率强度明显低于正常年份, 未出现明显光合“午休”现象, 在 14: 00 之后未有明显回升。对于光合“午休”现象产生的原因, 有学者^[18–19]认为: 影响因素主要有生理和生化因素 2 个方面。生理因素主要是由于环境因素变化, 如高温、强光、二氧化碳浓度降低所导致的叶片气孔关闭, 导致光合速率下降; 生化因素主要是由于叶肉细胞自身羧化酶活性降低所导致的光合速率降低。极端高温下大气温度在 8: 00 升高到 42.4 °C, 5 个树种光合速率均迅速下降, 光合有效辐射和气温的迅速变化导致植物在极端高温条件下蒸腾作用变化幅度高于正常年份, 试验期间极端高温下 5 个树种叶片胞间二氧化碳摩尔分数均高于正常气温, 快速的失水造成叶片气孔迅速闭合, 气孔快速闭合说明光合作用光抑制作用未发生, 但增高的胞间二氧化碳摩尔分数和较低的光合速率说明此时叶片光合作用被抑制, 之后表现出进入光合“午休”但无午休恢复现象, 一系列的迹象表明高温条件下 5 树种光合速率降低主要因素可能是叶片光反应酶活性降低所导致的^[20]。

有学者对不同土壤水分条件的银杏叶片研究发现, 土壤水分越低, C_i 变化越大, 植物“午休”现象越明显^[21–22]。研究发现同种植株在不同生境条件下叶片 P_n 变化主导因素不同^[23], 试验测得在高温条件下对 P_n 影响最大的是 G_s , 其次是 C_i , 高温条件使叶肉细胞自身羧化酶活性降低, 部分酶促反应速率降低使 P_n 有明显下降^[24]。正常夏季 5 个树种 P_n 在 12: 00 左右出现低谷, 在 14: 00–16: 00 有明显回升, T_r 在 10: 00 和 14: 00 有 2 个峰值; 极端高温下 5 个树种 P_n 出现波谷的时间提前到 10: 00, 在 10: 00–18: 00 处于较低水平, 5 个树种在高温条件下产生类似周期延长的光合“午休”的抗性反应。

P_n 与 T_r 的变化反映了 E_{wUE} 的变化, E_{wUE} 可以反映植物对逆境的适应能力强弱^[25]。通过研究发现: 极端高温下 5 个树种 E_{wUE} 日平均值为银杏 > 玉兰 > 广玉兰 > 樟树 > 乐昌含笑, 正常气温下 5 个树种 E_{wUE} 日平均值为樟树 > 银杏 > 广玉兰 > 玉兰 > 乐昌含笑, E_{wUE} 变化幅度最小的是樟树(20.32%), 变化幅度最大的是玉兰(50.80%), 在对 5 个树种 P_n 值温度响应曲线中发现, 达到 35 °C 最适温度时樟树 P_n 值明

显高于其他树种,结合 P_n 值光响应曲线樟树相比其他试验树种更能够适应极端高温天气。

光合作用和蒸腾作用均在保卫细胞调节气孔开度这一共同路径下完成,但彼此却是相对独立的过程,当温度达到植物光合作用最适值之后,光合作用随着温度继续升高而下降。极端高温下, R_{PAR} 在 6:00 ($596.34 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 开始上升,5 个树种叶片 C_i 与 P_n 均有所上升,当 R_{PAR} 在 8:00 达到 $1\ 008.70 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之后, P_n 开始下降, C_i 与 P_n 变化相反。试验发现当光强大致为 $1\ 000.00 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,5 个树种达到光饱和状态。

通过对试验树种种间、种内,及不同年份光合生理参数分析发现,不同树种光合参数 C_i 存在显著性差异,环境因子对不同树种光合作用参数 P_n ($P<0.01$), T_r ($P<0.05$), G_s ($P<0.02$) 造成的影响显著。不同树种间光合生理差异受到树种叶片胞间二氧化碳摩尔分数的影响显著,不同树种光合速率、蒸腾速率、气孔导度受到环境因子的显著影响。

4 参考文献

- [1] SALVUCCI M E, CRAFTS-BRANDENER S J. Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis [J]. *Physiol Plantarum*, 2004, **120**(2): 179 – 186.
- [2] QUINN P J, WILLIAMS W P. Environmentally induced changes in chloroplasts membranes and their effects on photosynthesis [J]. *Top Photosynth*, 1985, **6**: 1 – 47.
- [3] LOBELL D B, ASNER G P. Climate and management contributions to recent trends in US agricultural yields [J]. *Science*, 2003, **299**(5609): 1032.
- [4] BERRY A, BJORKMAN O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants [J]. *Annu Rev Plant Physiol*, 2003, **31**(1): 491 – 543.
- [5] 何文兴, 易津, 李洪梅. 根茎禾草乳熟期净光合速率日变化的比较研究[J]. *应用生态学报*, 2004, **15**(2): 205 – 209.
HE Wenxing, YI Jin, LI Hongmei. Comparative study on daily change of photosynthesis rate of the rhizomatous grasses in milky ripe stage [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2004, **15**(2): 205 – 209.
- [6] 裴斌, 张光灿, 张淑勇, 等. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响[J]. *生态学报*, 2013, **33**(5): 1386 – 1396.
PEI Bin, ZHANG Guangcan, ZHANG Shuyong, et al. Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn. seedlings [J]. *Acta Ecol Sin*, 2013, **33**(5): 1386 – 1396.
- [7] 马富举, 李丹丹, 蔡剑, 等. 干旱胁迫对小麦幼苗根系生长和叶片光合作用的影响[J]. *应用生态学报*, 2012, **23**(3): 724 – 730.
MA Fujun, LI Dandan, CAI Jian, et al. Responses of wheat seedlings root growth and leaf photosynthesis to drought stress [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2012, **23**(3): 724 – 730.
- [8] 郎莹, 张光灿, 张征坤, 等. 不同土壤水分下山杏光合作用光响应过程及其模拟[J]. *生态学报*, 2013, **31**(16): 4499 – 4508.
LANG Ying, ZHANG Guangcan, ZHANG Zhengkun, et al. Light response of photosynthesis and its simulation in leaves of *Prunus sibirica* L. under different soil water conditions [J]. *Acta Ecol Sin*, 2013, **31**(16): 4499 – 4508.
- [9] 赵琴, 潘静, 曹兵, 等. 气温升高与干旱胁迫对宁夏枸杞光合作用的影响[J]. *生态学报*, 2015, **35**(18): 6016 – 6022.
ZHAO Qin, PAN Jing, CAO Bing, et al. Effects of elevated temperature and drought stress on photosynthesis of *Lycium barbarum* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2015, **35**(18): 6016 – 6022.
- [10] 阿里穆斯, 于贵瑞. 植物光合作用模型参数的温度依存性研究进展[J]. *应用生态学报*, 2013, **24**(12): 3588 – 3594.
BORJIGIDAI Almaz, YU Guirui. Temperature dependence of parameters of plant photosynthesis models: a review [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2013, **24**(12): 3588 – 3594.
- [11] 王海珍, 韩路, 徐雅丽, 等. 胡杨异形叶光合作用对光强与 CO_2 浓度的响应[J]. *植物生态学报*, 2014, **38**(10): 1099 – 1109.

- WANG Haizhen, HAN Lu, XU Yali, *et al.* Photosynthetic responses of the heteromorphic leaves in *Populus euphratica* to light intensity and CO₂ concentration [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2014, **38**(10): 1099 – 1109.
- [12] 林伟宏. 植物光合作用对大气 CO₂ 浓度升高的反应[J]. *生态学报*, 1998, **18**(5): 529 – 538.
LIN Weihong. Response of photosynthesis to elevated atmospheric CO₂ [J]. *Acta Ecol Sin*, 1998, **18**(5): 529 – 538.
- [13] 刘玉华, 贾志宽, 史纪安, 等. 旱作条件下不同苜蓿品种光合作用的日变化[J]. *生态学报*, 2006, **26**(5): 1468 – 1477.
LIU Yuhua, JIA Zhikuan, SHI Ji'an, *et al.* Daily dynamics of photosynthesis in alfalfa varieties under dry farming conditions [J]. *Acta Ecol Sin*, 2006, **26**(5): 1468 – 1477.
- [14] 傅松玲, 黄成林, 曹恒生, 等. 黄山松更新特性与光因子关系的研究[J]. *应用生态学报*, 2000, **11**(6): 801 – 804.
FU Songling, HUANG Chenglin, CAO Hengsheng, *et al.* Relationship between light and regeneration character of Huangshan pine [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2000, **11**(6): 801 – 804.
- [15] 樊卫国, 李迎春. 梨属 4 个重要种的光合特性及水分利用率[J]. *西南农业学报*, 2006, **19**(6): 1144 – 1146.
FAN Weiguo, LI Yingchun. Photosynthetic characters and water utilization of four species of *Pyrus* [J]. *Southwest China J Agric Sci*, 2006, **19**(6): 1144 – 1146.
- [16] 潘瑞炽, 董愚得. 植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1999: 128 – 130.
- [17] 刘欣欣, 张明如, 邹伶俐, 等. 浙江省 15 个树种苗期叶片解剖结构特征比较分析[J]. *浙江农林大学学报*, 2013, **30**(4): 484 – 489.
LIU Xinxin, ZHANG Mingru, ZOU Linli, *et al.* Leaf anatomical structure for 15 tree species' seedlings in Zhejiang Province [J]. *J Zhejiang A & F Univ*, 2013, **30**(4): 484 – 489.
- [18] 许大全. 光合作用“午睡”现象的生态、生理与生化[J]. *植物生理学通讯*, 1990(6): 5 – 10.
XU Daquan. Ecology, physiology and biochemistry of midday depression of photosynthesis [J]. *Plant Physiol Commun*, 1990(6): 5 – 10.
- [19] TENHUNEN J D, SERRA A S, HARLEY P C, *et al.* Factors influencing carbon fixation and water use by mediterranean sclerophyll shrubs during summer drought [J]. *Oecologia*, 1990, **82**(3): 381 – 393.
- [20] 陈培琴, 郁松林, 詹妍妮, 等. 植物在高温胁迫下的生理研究进展[J]. *中国农学通报*, 2006, **22**(5): 223 – 227.
CHEN Peiqin, YU Songlin, ZHAN Yanni, *et al.* A review on plant heat stress physiology [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2006, **22**(5): 223 – 227.
- [21] 张往祥, 曹福亮. 高温期间水分对银杏光合作用和光化学效率的影响[J]. *林业科学研究*, 2002, **15**(6): 672 – 679.
ZHANG Wangxiang, CAO Fuliang. Influence of drought stress on photosynthesis and photochemistry efficiency in leaves of *Ginkgo biloba* during high temperature days [J]. *For Res*, 2002, **15**(6): 672 – 679.
- [22] 郭志华, 臧润国, 奇文清, 等. 中亚热带 2 种原始兰科植物对变化光环境的响应与适应[J]. *林业科学*, 2003, **39**(3): 23 – 29.
GUO Zhihua, ZANGRunguo, QI Wenqing, *et al.* The response and adaptation of two primitive orchids to a variable light environment in subtropical forests [J]. *Sci Silv Sin*, 2003, **39**(3): 23 – 29.
- [23] 邵玺文, 韩梅, 韩忠明, 等. 不同生境条件下黄芩光合日变化与环境因子的关系[J]. *生态学报*, 2009, **29**(3): 1470 – 1477.
SHAO Xiwen, HAN Mei, HAN Zhongming, *et al.* Relationship between diurnal changes of photosynthesis of *Scutellaria bicalensis* and environmental factors in different habitats [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, **29**(3): 1470 – 1477.
- [24] 温达志, 周国逸, 张德强, 等. 4 种禾本科牧草植物蒸腾速率与水分利用效率的比较[J]. *热带亚热带植物学报*, 2000(增刊 III): 67 – 76.
WEN Dazhi, ZHOU Guoyi, ZHANG Deqiang, *et al.* A comparison on transpiration rate and water use efficiency in leaves of four forage grasses [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2000(supp III): 67 – 76.
- [25] 刘金祥, 麦嘉玲, 刘家琼. CO₂ 浓度增强对沿阶草光合生理特性的影响[J]. *中国草地*, 2004, **26**(3): 13 – 17.
LIU Jinxiang, MAI Jialing, LIU Jiaqiong. Influence of different CO₂ concentrations on photosynthetic physiological characteristics of *Ophiopogon japonicus* [J]. *Grassland China*, 2004, **26**(3): 13 – 17.